

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Paleoekologie přirozených lesních disturbancí

Natural forest disturbances palaeoecology

Alice Moravcová

Školitel: Mgr. Petr Pokorný Ph. D.

Konzultant: Ing. Pavel Šamonil Ph. D.

Praha 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 18.8. 2012

.....

Obsah

Obsah	3
Abstrakt	5
Úvod	6
1. Disturbance obecně	7
2. Lesní dynamika	9
2.1. Klimax.....	9
2.2. Sukcese	10
2.3. Vývojové cykly přirozených lesů	12
3. Požáry	13
3.1. Požáry a klima	14
3.2. Vznik požárů	14
3.3. Klasifikace požárů	15
3.4. Požárový režim	15
3.5. Sukcese po požáru	17
3.6. Detekce ohně v minulosti	19
4. Větrné disturbance	20
4.1. Tornáda a downburst	21
4.2. Faktory ovlivňující rozsah poničení	22
4.3. Význam vývrátů	24
5. Nákazy hmyzem a patogeny	24
6. Význam disturbancí v procesu sekulární sukcese na příkladu holocenního vývoje středoevropské vegetace	25
6.1. Studium disturbancí v ranně holocenním lese - návrh designu případové studie	28
6.1.1 Popis lokality	29
6.1.2 Metodika a cíle	30
Závěr	32
Použité zdroje	34

Seznam obrázků

Obr. 1:	Velký a malý vývojový cyklus	12
Obr. 2:	Sekundární sukcese po požáru	17
Obr. 3:	Distribuce tornád v Severní Americe, tzv.Tornado Alley a na území ČR mezi lety 1500-1999	21
Obr. 4:	Microburst a tornádo	22
Obr. 5:	Pozůstatky pohřbeného pralesa u Rynholce	30

Abstrakt

Má bakalářská práce pojednává o disturbancích, které tvoří nedílnou součást mnoha ekosystémů. Zaměřuji se výhradně na přirozené disturbance (v kontrastu k disturbancím antropogenním) v lesích temperátního a boreálního vegetačně-klimatického pásma. Zabývám se příčinami vzniku hlavních disturbančních faktorů (požáry, větrné bouře, nákazy hmyzem a patogeny) a jejich dopady na ekosystém. Podrobně jsem se zaměřila na požáry, protože tvoří nezbytnou součást vývoje mnohých ekosystémů a jejich průběh v minulosti lze poměrně dobře studovat pomocí řady paleoekologických analýz - dendroekologických, antrakologických a pylových v kombinaci se studiem mikrouhlíků (*micro-charcoal analysis*). Poslední část práce pojednává o roli disturbancí v sekulárním vývoji holocénní vegetace na území střední Evropy. Obsahuje též kapitulu, ve které navrhuji výzkumnou strategii studia disturbancí paleoekologickými metodami na konkrétní lokalitě (Rynholec ve Středních Čechách).

Klíčová slova

disturbance, vegetační dynamika, požárová dynamika, sekulární sukcese, paleoekologické metody

Abstract

This Bc. thesis deals with the disturbances, which form an integral part of many ecosystems. The main foci are natural disturbances (in contrast to anthropogenic ones) of temperate and boreal forests. I deal with the causes of major disturbancy factors (fires, storms, disease and insect pathogens) and their impact on the ecosystem. I focused in detail on fires, because they represent an essential factor in the development of many ecosystems. Moreover, they can be studied in the past by using several tools of palaeoecological analysis: dendroecology, anthracology and pollen analysis combined with micro-charcoal particles quantification. The last part of the thesis discusses the role of disturbances in the secular succession of Holocene vegetation in Central Europe. It contains a chapter that describes a research strategy focused to the study of natural disturbances through paleoecological methods in a specific location (Rynholec, Central Bohemia).

Key words

disturbances, vegetation dynamics, fire dynamics, secular succession, palaeoecological methods

Úvod

Disturbance jsou neodmyslitelnou složkou lesní dynamiky. Jejich studium je významné pro pochopení procesů, které se odehrávají v lesních ekosystémech. Umožňují obnovu ekosystémů a jejich působením dochází k vegetačním změnám.

První část mé práce pojednává o disturbancích a o jejich roli v procesech lesní dynamiky. Po disturbanci zpravidla následuje sukcesní vývoj. Narušení uvolní prostor, který začne být postupně kolonizován novými přistěhovalci (nebo jedinci přítomnými na místě v podobě diaspor). Vývojové cykly přirozených lesů jsou závislé na disturbancích. Velký vývojový cyklus je spjat s velkoplošnými disturbancemi, které jsou nezbytné pro obnovu lesních ekosystémů. Oproti tomu v malém cyklu dochází k obnově skrze maloplošné disturbance, které se projevují zánikem jednoho či několika málo starých nebo nemocných stromů.

Ve druhé části práce se podrobně zabývám příčinami vzniku disturbančních událostí, které jsou pro pochopení vývoje naší přírody klíčové (požáry, větrné bouře, nákazy hmyzem a jinými patogeny), a jejich vlivy na lesní ekosystémy. Zvláštní pozornost věnuji požárům. Požár je v mnohých ekosystémech považován za klíčový faktor, který pomáhá zachovat jejich stabilitu (např. borové lesy v boreální tajze). Jedná se o tzv. cyklickou sukcesi.

V poslední části vysvětluji průběh holocénního vývoje středoevropské vegetace skrze disturbance. Pomocí paleoekologických metod, konkrétně uhlíkové či dendroekologické analýzy, jsme schopni detekovat výskyt požárových disturbancí v minulosti. Pomocí dalších metod, tedy pylové a makrozbytkové analýzy, můžeme rekonstruovat vegetační změny vyvolané disturbancemi. V této části práce rozebírám možnosti studia disturbancí na konkrétní lokalitě Rynholec, kde byl objeven v rašelině pohřbený ranně holocenní les.

1. Disturbance obecně

Disturbance bývá definována jako narušení ekosystému náhlou událostí, která vede ke změnám v jeho druhovém složení, struktuře a funkci. Proto někdy bývá považována za něco negativního. Podíváme-li se na disturbance z poněkud dynamičtější perspektivy, uvidíme, že jsou přirozenou součástí většiny ekosystémů. Stabilita v dlouhodobém měřítku nemusí znamenat nehybnost na menších časových škálách (byť není vyloučeno, že ekosystémy s takovými vlastnostmi mohou existovat). Antrakologické studie Nováka a kol. (2012) dokazují, že v pískovcových oblastech na Českolipsku (Dokesko) nedošlo k zásadním vegetačním změnám (vyjma požárové sukcese) a že tu borový les převládá již od počátku holocénu až dodnes. Tento dlouhodobě stabilní stav je udržován pravidelným výskytem požárů.

Disturbance vytvářejí mozaiku stanovišť, která je nezbytná pro existenci druhové diverzity. Mohou obnovovat ekosystém odstraněním starých jedinců a následným obohacením půdy o minerální prvky, které se uvolňují prostřednictvím bakteriálního rozkladu jejich těl. Ekosystémy, ve kterých dochází k pravidelným katastrofickým událostem, si vyvinuly speciální adaptace na disturbance a ty se nakonec staly nedílnou součástí jejich dynamiky.

Studium disturbancí má ve vegetační ekologii dlouhou tradici. Máme mnoho poznatků o významu disturbancí jakožto o ekologickém faktoru, který ovlivňuje různá stanoviště a komunity, o disturbančních režimech, o funkčních adaptacích rostlin a o odpovědích ekosystémů na disturbance a o disturbancích jakožto faktoru, který způsobuje obnovu ekosystémů. Máme několik konceptů disturbancí, ale doposud nemáme jedno všeobecné paradigma, které by zahrnovalo všechny procesy související s disturbancemi (White a Jentsch, 2001). Záleží na tom, jak ke studiu disturbancí budeme přistupovat.

Alternativní přístupy mohou vycházet z redukcionistického či holistického konceptu (Laska 2000). Rozdíly v účincích disturbancí pak vyplývají z toho, na jaké hierarchické úrovni se daný objekt zájmu nachází. Tak například při redukcionistickém přístupu je objektem zájmu individuum, které jistým způsobem odpovídá na narušení. V tomto smyslu jsou disturbance chápány jako mechanismy, které udávají základní rysy *life history* druhů a mění biologické vlastnosti individuí, které se jeví jako adaptace na disturbance. Na této strukturální úrovni se budou následky disturbancí projevovat destrukcí biomasy konkrétního jedince. Oproti tomu

holistický koncept nemůže být vysvětlován osudem jen jednoho jednotlivce. Disturbance mohou ovlivnit strukturální i funkční vlastnosti stejně jako ekologické a evoluční procesy v populacích, komunitách i celých ekosystémech.

Dalšími alternativními definicemi disturbancí se zabývají ve svých studiích Grime (1979) a White a Pickett (1985). Grime (1979) charakterizuje disturbance jako mechanismy, které částečně nebo úplně destruuji biomasu. Hodnotí je stejně jako stres a kompetici. Tedy jako faktor, který může vytvářet změny v životní strategii druhů v důsledku proměnlivosti podmínek prostředí. Velikost zasažené oblasti, trvání, frekvence nebo intenzita jsou disturbanční parametry, které určují, jaké biologické vlastnosti a životní strategie budou preferovány na daném místě pro zajištění úspěšné reprodukce druhů. Podle Whitea a Picketta (1985) je disturbance jakákoliv relativně samostatná událost v čase, která narušuje strukturu ekosystému, komunity nebo populace, mění zdroje nebo fyzické prostředí a ovlivňuje dostupnost substrátu. Zahrnuje destruktivní katastrofické události stejně jako významné přírodní fluktuace prostředí. Typicky způsobuje podstatné změny v uvažovaném systému.

Maloplošnou disturbancí uvolněné prostory, mikrohabitaty, začínají být osidlovány novými druhy. Rozmanitost disturbancí vede ke tvorbě tzv. *gaps*, mezer, nebo k přeměně tzv. *patches*, plošek, které jsou charakteristické svou velikostí, tvarem, vnitřní homogenitou a variabilní distribucí v prostoru. Existují dva koncepty týkající se vzniku *gaps* a *patches*: koncept disturbančního režimu, který analyzuje časový a prostorový původ volných ploch, jež vznikly působením různých typů disturbancí a koncept tzv. *patch dynamiky*, která se zabývá změnami vegetace v ploškách a v okolním prostředí. Mnohokrát bylo dokumentováno, že tzv. *open spaces*, prostory uvolněné po disturbanci, zvyšují mozaikovitý charakter komunit a mohou ovlivňovat druhovou diverzitu (Laska 2001).

Mnoho procesů, které se podílejí na vegetační dynamice, jsou spojené s disturbancemi. Je důležité rozlišovat mezi původem a finálním efektem disturbancí. Stejně typy disturbancí v různých časoprostorových škálách mohou vyvolat jiné ekologické procesy a naopak různé disturbanční události mohou vyvolat stejné důsledky citace.

Podle původu vzniku rozlišujeme disturbance exogenní a endogenní. Exogenní pocházejí mimo ekosystém a řadíme mezi ně požár, vítr, sucho, sněhovou kalamitu, výbuch sopky a také

introdukci nových druhů. Endogenní mají původ uvnitř ekosystému. Jsou způsobovány hmyzem a jinými patogeny (nejčastěji houbovými). Zahrnují i procesy vnitřní dynamiky ekosystému jako je odumírání stromů způsobené stářím. Oba typy - exogenní a endogenní - jsou vzájemně funkčně propojeny. Například strom oslabený houbovou nákazou může být více náchylný na větrné narušení a jeho kmen se může zlomit v místě napadení. Jedinec stresovaný suchem může být méně odolný vůči patogenům.

2. Lesní dynamika

2.1. Klimax

Koncept klimaxu je v ekologii jedním z nejkontroverznějších. Jeho základem je představa, že přirozený vývoj rostlinného společenstva spěje do rovnovážného stabilního stavu. Právě takový stav byl nazván klimaxem. Každá klimatologická oblast má svůj klimax, tedy konkrétní typ ekosystému, a bez vnějšího narušení k němu směřuje každé společenstvo.

Tato definice se však vztahuje k jakémusi ideálu, který nemůže být naplněn v reálných podmínkách. Vnější podmínky totiž nejsou nikdy neměnné. Stabilní stav je narušován lesními požáry, větrnými polomy, vývraty a dalšími typy disturbancí. Klima v současném geologickém období - kvartéru - není stabilní. Dochází ke střídání dob ledových a meziledových v měřítku 10^3 let (příčinou je *Milankovičův cyklus*) a ke klimatickým změnám v měřítkách o jeden až dva řády nižších (tzv. *sub-Milankovičovy oscilace*). Ani lokální cenogenetický vývoj nikdy neustává, pouze se může zpomalovat, což je dáno tím, že časem na stanovišti převládnu dlouhověké druhy, které jsou více schopny konkurovat druhům krátkověkým. Jedná se zejména o stromy. Jejich tělesná stavba je zvýhodňuje vůči ostatním jedincům. Kmeny jsou tvořeny převážně mrtvými tkáněmi a zajišťují transport živin do vrchní korunové části stromu, kde je umístěn fotosyntetický aparát mimo dosah konkurence, což jim umožňuje ovládnout stanoviště. Tento porost ale stejně nemusí být stabilní. I zde zpravidla probíhají dynamické pochody. Jednotlivé stromy rostou, odumírají a jsou nahrazovány jinými druhy. Druhovému složení se nikdy neustálí.

Nebudeme-li chápat klimax jako absolutně neměnný stav, můžeme například prales, tedy les přírodní, člověkem neovlivněný, považovat za klimaxové společenstvo. Někdy dochází k oscilování takového společenstva mezi několika málo stavy. Společenstvo může samovolně spět k jinému stavu, který ovšem zase povede ke stavu původnímu. Jedná se o tzv. *cyklickou sukcesi*. Setkáváme se s ní například u požárových společenstev, v nichž se postupem času akumuluje hořlavá biomasa, až se dostanou do stavu, kdy mají velkou pravděpodobnost, že se vznítí. Shoří a jejich vývoj začíná *de novo*. Z krátkodobého hlediska můžeme tuto dynamiku chápat jako sukcesi, která je přerušena tvrdým vnějším zásahem. Z dlouhodobé perspektivy jde o stabilní, byť oscilující stav, který můžeme nazývat dynamickým klimaxem (Hošek a Storch, 1999).

Některá společenstva do stadia klimaxu nikdy nedospějí. Jde o tzv. *blokovaná sukcesní stádia*. Například vlivem nepříznivých půdních podmínek se sukcesní vývoj zastaví před dosažením klimaxového stadia. Jde o tzv. *edafický klimax*. Tento proces můžeme pozorovat na rašeliništích, v suťových lesích, nebo na skalních biocenózách. Herbivorie je další faktor, který blokuje sukcesní vývoj. Díky okusu pastviny nezarostou klimaxovým lesem (Vera 2000).

2.2. Sukcese

Jako ekologickou sukcesí označujeme postupný vývoj a proměnu společenstev po závěrečný vývojový stupeň, klimax (viz výše), kde převládá stabilní společenstvo. Výměna společenstev je vysvětlována tím, že druhy dominující jednomu stádiu postupně vytvářejí nevhodné podmínky pro svou obnovu, které jsou zase vhodné pro jiné druhy, které je časem nahradí. Rozlišujeme *primární* a *sekundární sukcesi*.

Primární sukcese probíhá na nově vzniklých územích, například na atolech, nebo ostrovech, které vznikly *de novo* sopečnou činností. Klasickým případem primární sukcese je kolonizace terénu v oblastech ustupujícího ledovce. Dále se s ní můžeme setkat na písčných dunách (Van Dorp a kol. 1985, cit. v Maarel 1996, s. 428), na bahnitých nánosech (Roozen & Westhoff 1985, cit. v Maarel 1996, s. 428), nebo na kamenných, písčitých či prachovitých substrátech, které se obnažují při zvedání zemského povrchu (Cramer a Hytteborn 1987, cit. v Maarel 1996, s. 428). První obyvatelé nově vzniklého habitatu jsou tzv. pionýrské organismy.

Nově vzniklá stanoviště mívají nevhodnou kvalitu půdy s nedostatkem určitých živin a panují na nich nepříznivé mikroklimatické podmínky. Proto jsou pionýrské organismy často odolné druhy s adaptacemi, které jim pomáhají vyrovnat se s tímto nehostinným prostředím. Pionýrské rostliny mají například dlouhé kořeny, které jim umožňují získávat vodu z větších hloubek. Lépe využívají vodu a neztrácejí ji nadměrnou transpirací. Nově obnažený substrát má zpravidla nedostatek fosfátu a dusíku. Dusík získávají rostliny díky symbiotickým bakteriím, které ho vychytávají ze vzduchu a ve využitkovatelné formě ho dodávají hostitelské rostlině. Například rakytník řešetlakový (*Hippophaë rhamnoides*) obsahuje tyto kořenové symbionty a po zániku a následném rozkladu jeho těla obohacuje půdní horizont o tento nezbytný prvek. Fosfát se do půdy dostává díky mykorrhize, tj. symbióze hub s vyššími rostlinami. Toto obohacování substrátu, které vytváří vhodné podmínky pro kolonizaci stanoviště dalšími druhy, nazýváme *facilitace*. Noví kolonizátoři se však původním obyvatelům příliš nezavděčí. Jsou to tzv. K-stratégové, které jejich kompetitivní vlastnosti zvýhodňují vůči ostatním jedincům. Ti postupem času vytlačí méně rezistentní r-stratégy. *Primární sukcese* je proces relativně pomalý. Jeden z důvodů je již zmíněný deficit nezbytných prvků a dalším je, že semena často musí překonat dlouhé vzdálenosti, aby mohly obsadit nově vzniklé místo (Maarel 1996).

Jako *sekundární sukcese* označujeme vývoj na lokalitách, které nevznikly *de novo*, ale nějaká disturbance tam vychýlila dříve existující komunitu z rovnováhy. Oproti primární sukcese má sukcese sekundární relativně rychlejší průběh. Je to dáno tím, že půda je již obohacena živinami ve snadno dostupných formách a bankou semen, z níž může vegetace opět regenerovat. Se sekundární sukcesí se setkáváme na opuštěných polích nebo na místech, které byly postiženy nějakou disturbanční událostí.

Výše popsané typy sukcese se odehrávají v poměrně krátkých časových horizontech. Ekosystémy ovšem procházejí ještě daleko pozvolnějšími procesy. Proto rozlišujeme ještě tzv. *sekulární vývoj*, který zahrnuje dlouhodobé změny společenstev v řádu tisíců let. Tento koncept se vztahuje nejčastěji k časovému úseku čtvrtohor – k holocénu, tj. k posledním cca 12 tisícům let. Právě tento úsek čtvrtohor je podstatný pro pochopení stavu současného vegetačního krytu. V důsledku plynulých klimatických a půdních změn se za posledních 12 tisíc let vegetace postupně proměnila do podoby, jakou známe dnes. Často docházelo ke zpětným migracím

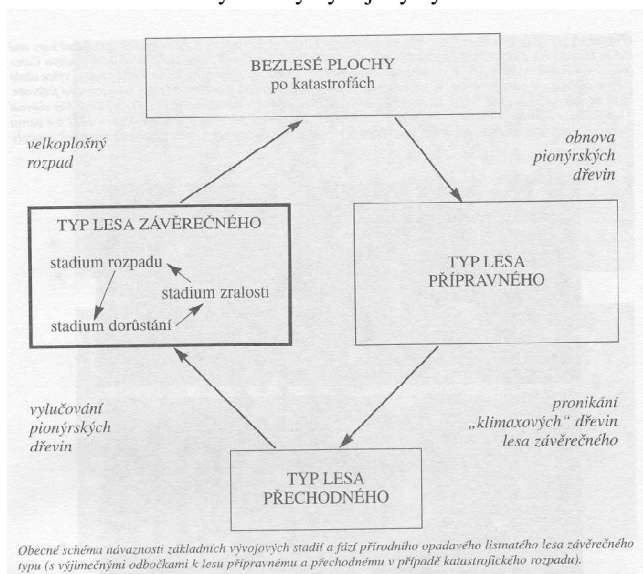
jednotlivých druhů z jejich glaciálních refugií, kam se uchýlily před nepříznivým glaciálním klimatem (většinou suchým a chladným).

2.3. Vývojové cykly přirozených lesů

Velký a malý vývojový cyklus jsou procesy nezbytné pro obnovu lesních ekosystémů.

Velký cyklus začíná po velkoplošné disturbanci, kdy došlo k rozpadu lesa. Tou může být požár, polom, přemnožení herbivora nebo stromového patogenu. Některé typy lesních ekosystémů jsou velkoplošným narušením přizpůsobeny a bez jejich působení by nemohlo dojít k obnově lesa. S tímto typem obnovy se běžně setkáváme v tajze nebo v borových lesích s kontinentálním a suchým klimatem. Les se dočasně prosvětluje, nebo úplně mizí. Mění se mikroklimatické podmínky, roste intenzita radiace, dochází ke zvýšené mineralizaci, čímž se zvyšuje množství živin. Nové stanoviště ihned obsazují světlomilní dřevinní r-stratégové a tvoří stádium přípravného lesa (*Betula*, *Salix*, *Populus*). Ekosystém opět získá lesní charakter. Tím se vytvoří vhodné podmínky pro obnovu náročnějších dřevin. Ty podrůstají les přípravný a dávají vzniknout lesu přechodnému. Posledním stádiem je les závěrečný, který je tvořen pouze klimaxovými dřevinami (v současné střední Evropě zejména *Abies*, *Fagus* nebo *Picea*). Ty postupně převládnu a vytlačí druhy přípravného stádia. Nově vzniklý les bývá zpravidla nejstabilnějším ekosystémem, jaký na dané lokalitě může vzniknout. Vyznačuje se maximální akumulací biomasy. Takový klimaxový les by mohl teoreticky existovat do té doby, než ho postihne další velkoplošná disturbance.

Obrázek 1: Velký a malý vývojový cyklus



Malý vývojový cyklus je v temperátních lesních ekosystémech běžnou složkou fungování klimaxového společenstva. Ve středních a nižších horských polohách střední Evropy by měly klimaxové společenstvo tvořit konkurenčně nejschopnější druhy jako je *Fagus sylvatica*, *Abies alba* a *Picea abies* (Šamonil, 2009). Malý cyklus obnovuje strukturu takového lesa tím, že dochází ke střídání stádií dorůstání, optima a rozpadu v rámci klimaxového lesa. Dochází k postupnému odumírání jednotlivců, například z důvodu stáří, nebo skupin stromů, které jsou nahrazovány novými jedinci. Výsledkem je mozaika ploch s různě starými stromy. Koncept nepředpokládá změny ve druhovém složení a ani působení větších disturbancí, jako je tomu u cyklu velkého.

3. Požáry

Požáry jsou důležitou součástí dlouhodobé dynamiky mnoha ekosystémů. Například v boreálních lesích je oheň nejmocnějším faktorem, který utváří jeho strukturu a ovlivňuje jeho druhovou skladbu. Pozměňuje druhové složení, strukturu a funkční procesy v lese. Může zničit jedno ekologické společenstvo, ale v dlouhodobější perspektivě zvyšuje celkovou biodiverzitu ekosystému. Utváří mozaikovitou strukturu složenou z různých *patches*. Vznik *patches* není podmíněn jen působením ohně, ale jejich vznik je ovlivněn i lokálními podmínkami prostředí, dostupností hořlavé biomasy, druhovým složením a disturbanční historií. Některá místa jsou vlhčí, jiná mají zase větší množství dostupného paliva, což může způsobovat nerovnoměrné šíření ohně.

Oheň jako jeden z hlavních disturbančních faktorů působí doslova na globální úrovni. Ovlivňuje biogeochemické cykly, chemismus atmosféry a globální cyklus uhlíku. Ročně požáry uvolní z rostlinné biomasy do atmosféry 3,9 gigatun uhlíku, což se rovná sedmdesáti procentům uhlíku, který je uvolňován antropogenním spalováním fosilních paliv (Andreae 1991).

3.1. Požáry a klima

Dynamika požárů je velmi závislá na klimatu. Klima není neměnné, tudíž neustále dochází ke změnám v požárové dynamice. Lokální, regionální nebo globální změny v teplotě a srážkách mohou ovlivnit výskyt, trvání, frekvenci, rozsah a intenzitu požárových disturbancí. S rolí požárů v nadcházejícím období počítá GCM. GCM (*General Circulation Model*) je složitý matematický model, který popisuje změny v atmosférickém a oceánickém proudění (cit z web 1). Pomocí něho jsme schopni předpovídat možné důsledky změn klimatu. Většina modelů simuluje dvojnásobný obsah CO₂ v atmosféře. Koncentrace CO₂ stoupla od konce 18. století do letošního roku z 280 ppmv na 394 ppmv (cit z web 5). Takto vysokých hodnot nedosáhla za celé období čtvrtohor. Sellers a kol. (1996) se zabývali fyziologickými reakcemi vegetace na zvýšenou koncentraci CO₂. Jejich studie dokazuje, že zvýšené množství CO₂ zvyšuje rychlost asimilace terestrických rostlin a tím i produkci biomasy, dále snižuje vodivost korunového patra, čímž dochází k oteplování kontinentů (cit. v Weber a Flannigan 1997, s. 149). GCM předpokládá, že v následujícím století dojde ke zvýšení povrchové teploty Země o 1-3,5°C (Weber a Flannigan 1997; Flannigan a kol. 2001), zejména pak v severních zeměpisných šířkách. Klima bude více extrémní a bude podporovat vznik požárů. Zvýšená frekvence a intenzita požárů pak může pozitivní zpětnou vazbou umocňovat skleníkový efekt uvolňováním CO₂ během hoření do ovzduší (Flannigan a kol. 2001, Weber a Flannigan, 1997). Ovšem pouze z krátkodobého hlediska, protože biomasa je snadno obnovitelný *sink* CO₂.

3.2. Vznik požárů

Ke vzniku požáru stačí jen dostatek paliva a faktor, který oheň rozpoutá. Ve většině případů je iniciátorem vzplanutí blesk. Prince a Rind (1994) zjišťují, že při dvojnásobném množství CO₂ v atmosféře bude docházet k častější tvorbě blesků (cit. v Flannigan a kol. 2001). Kurbatsky (1976) studoval mechanismus vznícení a upozoroval, že rozeklaný blesk může současně zasáhnout i celou skupinu stromů (cit. v Gromtsev 2002, s. 43). Existují i jiné příčiny vzplanutí. Jedním z hlavních je tzv. *slash-and-burn* zemědělství, kdy dochází k úmyslnému kácení a vypalování lesa, aby si zemědělci uvolnili místo pro založení nových polí (Gromtsev 2002). Na našem území je doložen nejčastější vznik požárů na jaře od suché trávy a potom na přelomu

července a srpna vlivem v 50 % nedbalostí, 10 % žhářství, 1 % blesku a 39 % nezjištěných příčin (cit z web 2).

3.3. Klasifikace požárů

Melekhov (1947) navrhnul klasifikaci lesních požárů (cit. v Gromtsev 2002). Ohně dělí na povrchové (hlavním palivem je humusový opad, keře tvořící podrost a padlé kmeny), korunové (hoří koruny a kmeny stromů) a na podzemní (vzplanutí rašeliny). Podle statistik z 50. let se na území SSSR v 76-86% vyskytují povrchové požáry, požáry korun v 16-24% a podzemní v méně než 0,1% případech. Podzemní požár se šíří doutnajícím hořením rychlostí několika decimetrů až metrů za den. Působí hodiny až týdny a jeho teplota přesahuje 300°C (Ryan 2002). Aby došlo k hoření v podzemí, je nezbytná hloubka organické půdy větší než 4-6 centimetrů a rozsáhlé sucho (Reinhardt a kol. 1997, Miyanishi 2001, cit. v Ryan 2002, s. 22). Povrchový požár spaluje biomasu do výšky dvou metrů nad zemí a trvá několik minut. Pokud se v lese vyskytuje velké množství zbytků dřeva, může trvat až několik hodin. Je-li v korunách dostatečné množství suchého paliva, může povrchový požár přejít do korunového patra (Van Wagner 1977, Scott a Reinhardt 2001, cit. v Ryan 2002). Zde oheň spaluje listí, větvičky a epifytní organismy. Při hoření korunového patra se uvolňuje největší množství energie, ale požár trvá jen 30-80 sekund (Ryan 2002). Požáry mění strukturu podzemního, povrchového i korunového patra lesů.

3.4. Požárový režim

Frekvence požárů může ovlivňovat životní strategii druhů. V oblastech s častým výskytem požárů dominují druhy s krátkým životním cyklem, jako jsou jednoleté trávy a byliny (Keeley 1981, cit v Ryan 2002, s. 15). Frekvence je různá, může probíhat v intervalu několika desetiletí až několika stovek let. Se zvyšující se kontinentalitou narůstá, což můžeme pozorovat v euroasijských boreálních lesích. Frekvence výskytu požárů se zvyšuje směrem na východ od jižního Uralu (Bonan a Shugart 1989, cit. v Ryan 2002, s. 16).

Sezonalita je dalším faktorem, který ovlivňuje požáry. Na jaře je relativně nízká vlhkost vzduchu a silný vítr. Listy mají nízký obsah vlhkosti a půdy jsou zmrzlé nebo promáčené. Tyto podmínky

podporují vznik korunového požáru. Oproti tomu v létě, kdy je listoví vlhčí, je obtížné, aby korunové patro vzplanulo. Pokud je i přes léto nízká relativní vlhkost vzduchu, silný vítr a dostatek paliva může dojít ke vznícení korunového patra (Stocks a kol. 1989, Johnson 1992, cit. v Ryan 2002, s. 18). V letní sezóně je půda o dost sušší, a proto spalují požáry půdní horizont do značné hloubky (Kasischke a kol. 2000a, 2000b, Miyanishi 2001, cit. v Ryan 2002, s. 18).

White a Pickett (1985) popisují rozsah požáru pomocí intenzity a závažnosti. Intenzita přísluší fyzické síle, kterou daná událost vyvolá za jednotku času (například množství uvolněného tepla během požáru) a závažnost popisuje vliv události na organismy, komunity nebo ekosystém. Struktura biomasy je dána množstvím, distribucí, horizontálním a vertikálním uspořádáním živých a mrtvých stromů, podrostu, zbytků dřeva, listového opadu a humusu. Tato struktura určuje množství biomasy, které může být spáleno, a tudíž jaké množství energie se při požáru uvolní (Ryan 2002). Další faktory, které ovlivňují rozsah požáru, jsou klima a terén. Z krátkodobého hlediska ovlivňuje klima hořlavost mechů, lišejníků, listového opadu a malých větviček. Z dlouhodobého má vliv na obsah vlhkosti a hořlavost hlubších organických půdních vrstev a kmenů ležících na povrchu (Stocks a kol. 1989, cit. v Ryan 2002, s. 19). Terén může vytvářet přírodní hranice tvořené řekou, údolím nebo holinou, čímž brání rozšiřování požáru. Například smrkové lesy hrají velkou roli v zamezení spontánního šíření požárů, neboť jsou lokalizovány ve vlhčích údolích, kde se oheň obtížněji šíří. Většina boreálních lesů je periodicky postihována malými požáry (Ryan 2002). Homogenní prostředí vede ke vzniku velkoplošných požárů. Pokud je v rámci jedné oblasti relativně uniformní klima, terén a dostupnost paliva, bude krajina schopna vzplanout na více místech naráz, což povede k požáru o velkém rozsahu (DeLong 1998, cit. v Ryan 2002, s. 17).

Požáry způsobují zrychlení živinového cyklu, zvyšují mortalitu, jsou příčinou posunů v sukcesním vývoji, ztrát v rámci semenné banky, nebo naopak indukují klíčení semen (závisí na intenzitě požáru), zvyšují heterogenitu prostředí, působí změny v povrchových organických vrstvách půdy i v podzemním kořenovém systému rostlin (Dale a kol. 2001).

3.5. Sukcese po požáru

Požár dává vzniknout spáleništi, kde začíná probíhat sekundární sukcese. Průběh této sukcese závisí na intenzitě požáru - zejména na tom, do jaké hloubky spálí oheň půdní horizont. Pokud je oheň hodně intenzivní, sežehne semennou banku v půdě. Tehdy se spáleniště bude jevit jako *tabula rasa*. První kolonizátoři budou muset překonat určitou vzdálenost, aby mohli obsadit nový prostor. Je zapotřebí, aby měly rychle se šířící diaspory (lehká a drobná semena nebo výtrusy). Vyžadují dostatečné množství světla a v konkurenci nejsou příliš zdatní. Tyto nevýhody kompenzují rychlým růstem. Takové organismy označujeme jako r-stratégy a na spáleništích je představují antrakofilní rostliny. Rychlého růstu docílí rostliny snížením velikosti těla a zkrácením fenologického cyklu s rychlým nástupem generativního rozmnožování. Antrakofilní druhy musejí být odolní vůči toxickým dehtovým látkám, které se nacházejí na spáleništích.



Obrázek 2: Sekundární sukcese po požáru

Tyto podmínky nejlépe splňují mechy a houby. Typickými druhy spálenišť jsou např. mech *Funaria hygrometrica*, játrovka *Marchantia polymorpha*, nebo houby z řádu *Pezizales* (*Geopyxis carbonaria*, *Pyronema omphalodes*). Z vyšších rostlin do antrakofytů můžeme zařadit *Betula alba*, nebo *Atropa bella-dona*.

Na spáleništích nalézáme i K-stratégy. Nazýváme je pyrofyty. Do pyrofytů řadíme druhy rostlin, které jsou během požárové sukcese úspěšnými kompetitory na spáleništích. Mít dobré konkurenční schopnosti ale zpravidla předpokládá mít velké a dlouhověké vegetativní tělo, což zase obnáší pomalý růst. Z toho důvodu musí rostliny nějakým způsobem požáry přežívat (v semenech nebo v podzemních vegetativních orgánech), neboť mají špatné disperzní schopnosti dané pomalým růstem a vývojem (Sádlo 1994). Například jeden z našich neofytů - *Pinus banksiana* představuje pyrofytní druh, jehož životní cyklus je spjat s požárovým režimem. Má serotinní (= pozdní) šištice. Semenné šupiny jsou pevně spojeny pryskyřicí, která se taví až kolem 50 °C. Serotinní šišky zůstávají po dozrání semen na stromě, dokud je nezachvátí požár. Po průchodu požáru se pryskyřice nataví, šišky se začnou otevírat a plnohodnotné semeno vylétá ven. Svou klíčivost si semena uchovávají po dobu až šesti let (Musil 2003). Někteří autoři se domnívají, že ke klíčení semen není zapotřebí jen vysoká teplota, ale i dým, který se při spalování uvolňuje. Kouř obsahuje inhibitory látek, které při nevhodných podmínkách brání klíčivosti. Jde o složitý přírodní regulační systém, jehož hlavním úkolem je obsadit spáleniště novými jedinci (Soos 2010, viz web 3). Na našem území se s pravými pyrofyty mezi indigenní flórou nesetkáme. Některé druhy ale mají při opakovaném vypalování zvýšenou vitalitu. Jedním z nich je například vřes *Calluna vulgaris*. Vůči sežehnutí je vřes poměrně rezistentní a navíc oheň silně podporuje klíčivost jeho semen. Bez této obnovy by populace vřesu za několik desetiletí zestárla a vymizela. Jiným druhům prospívá oheň tím, že likviduje nebo silně redukuje ostatní druhy, s nimiž by byly nuceny ve společenstvu konkurovat. Jsou to např. geofytní (nepříznivé období přečkávají v podzemí ve formě oddenku) trávy. *Brachypodium pinnatum* byla v teplejších oblastech typickou trávou často vypalovaných mezí a železničních náspů (Sádlo 1994).

Gromstev (2002) popisuje požárovou dynamiku v boreálních lesích Ruska, která má značný vliv na druhové složení vegetace. Věková struktura borových lesů je velmi závislá na požárech. Především na jejich intenzitě a rozsahu. Pokud je porost totálně zničen, bude se následná regenerační řada skládat ze stejnověkových jedinců, tzv. kohort. Pokud dojde jen k částečnému poškození, regenerace borovic bude probíhat na nově vzniklých *gaps*. Tyto stromy budou postupně pronikat do dominantního stromového patra a vytvoří se různověké porostní stádium lesa, které bude lépe odolávat následným disturbancím. V místech, kde jsou požáry vzácné, může dojít k substituci borovice smrkem. Smrk přežívá období požáru ve vlhké depresi, kam se

ohně nedostane. Po požáru je schopen kolonizovat nově uvolněná místa buďto jako podrost pod rozvolněnými korunami borovic nebo na zcela otevřených plochách vytvořených po závažnější požárové disturbanci. Na těchto spáleništích se vytvoří stejnověké společenstvo smrku. První generace smrku se začíná rozpadat po cca 200 letech. Vzniklé *gaps* začínají zarůstat smrkovým podrostem. Ten se postupně začleňuje do dominantního stromového patra. Tento proces je nepřetržitý a dává vzniknout různověkému porostu. Nedojde-li po delší dobu k požáru, dosáhne smrk klimaxového stádia. Nestejnověké klimaxové stádium smrku se vytvoří 400-500 let po posledním požáru. V tomto stádiu je mortalita a růst smrku v rovnováze. Bez přítomnosti vnější disturbance je smrkový porost schopný zachovat si dynamickou rovnováhu po neomezeně dlouhou dobu. Naopak v místech, která jsou často zasažena požárovými disturbancemi, probíhá regenerace borových lesů vypálením smrkového podrostu a následným obohacením půdy o živiny. Periodický výskyt požárů zabraňuje jinak nevyhnutelné substituci borovice smrkem (Gromtsev 2002). Sukachev (1975) věří, že kvůli lidským zásahům, konkrétně úmyslnému vypalování, došlo k rozšíření borových lesů na úkor přirozeného smrkového porostu v boreálních lesích Ruska (cit v Gromtsev 2002, s 48).

3.6. Detekce ohně v minulosti

Abychom lépe rozuměli požárové dynamice, je nutné zpětné ohlédnutí do minulosti. V historii můžeme detekovat požáry analýzou historických dat. Ta jsou značně omezena jen na osídlená území. Abychom získali relevantní obraz o požárové dynamice, je třeba hledat evidence jinde. Jednou z možností je dendroekologická analýza. Poprvé tuto techniku použil Clements roku 1910 (cit v Whitlock a Tinner 2010). Stromy jsou dlouhověké a všudypřítomné. Výskyt požárů lze detekovat na stromových letokruzích v podobě jizev. Ty se postupem času hojí v rozmezí 1-2 až 200 let, některé však nikdy nezmizí (Korchagin 1954, cit. v Gromtsev 2002, s. 49). Konovalov a Semenov (1990, cit. v Gromtsev 2002, s. 49) zjistili, že se u relativně zdravých stromů v severní kontinentální tajze s lišejníko-borovým porostem po požáru zintenzivnily fyziologické procesy a došlo k 20-25% navýšení ročního přírůstku letokruhu. Proti tomu kmeny borovice a modřínu poničené ohněm dosáhly úrovně metabolických procesů zdravých jedinců až po osmi letech. Autoři důvody tohoto fenoménu neobjasňují. Všeobecně lze říci, že po požáru je pozorováno dočasné zhoršení růstu (Melekhov 1948, cit. v Gromtsev 2002, s. 49). Dále je třeba

zmínit fakt, že životaschopnost jedinců a odolnost vůči disturbancím klesá s přibývajícím věkem (Korchagin 1954, cit. v Gromtsev 2002, s. 49).

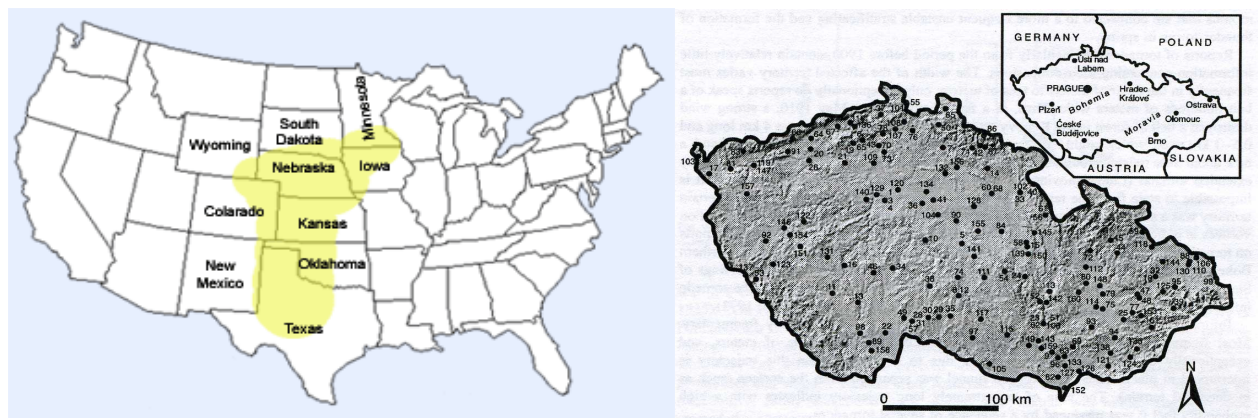
Další možností, jak studovat požárové procesy, které probíhaly v minulosti, je antrakologická, tedy uhlíková analýza. Iversen (1941) jako první identifikoval uhlíkové částice v mokřadním sedimentu (cit v Whitlock a Tinner 2010). V dnešní době máme přes 750 uhlíkových záznamů z jezer, mokřadů nebo z mořských uloženin (cit v Whitlock a Tinner 2010).. Tyto záznamy nám umožňují popsat globální *patterns* (= vzorce) hoření biomasy. Můžeme pozorovat změny v požárové dynamice způsobené náhlými klimatickými událostmi. Například Daniau (2010) analyzuje změny v globálním spalování biomasy za poslední glaciál. V tomto období docházelo k tzv. *Dansgaard-Oeschgerovým oscilacím*, tedy k velmi prudkému střídavému oteplování a ochlazování, které není vysvětlitelné vlivem změn Milankovičových orbitálních parametrů. Zvýšené množství spálené biomasy odpovídalo vždy teplé fázi. Během chladné fáze došlo k jejímu značnému poklesu. Tento jev může být vysvětlen změnami ve vegetační produktivitě a dostupnosti paliva, které jsou důsledkem klimatických změn.

4. Větrné disturbance

Větrné disturbance, od malých až po ty extrémně ničivé, které vyhlazují celá společenstva a uvolňují prostor pro sekundární sukcesí, udávají strukturu a funkci lesním ekosystémům (White a Pickett, 1985). Větrné bouře způsobují vysokou mortalitu, narušují korunové patro stromů, redukují hustotu a velikost porostu a pozměňují přírodní podmínky. Následkem toho umožňují regeneraci, indukují tvorbu semen a zrychlují růst semenáčků (Peterson a Pickett 1995, cit. v Dale a kol. 2001, s. 728).

4.1. Tornáda a downburst

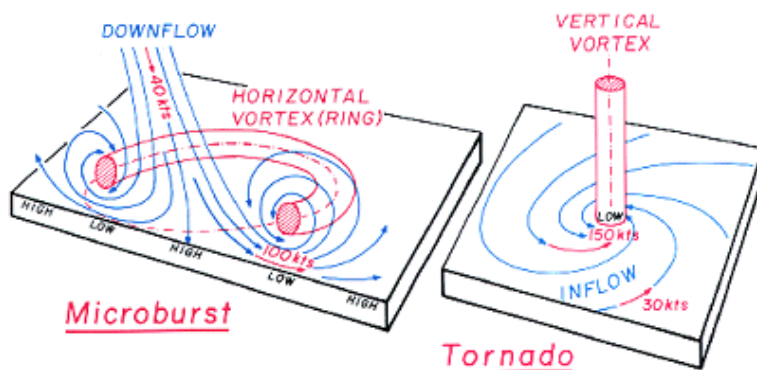
Tornáda obvykle vznikají během bouří a nabývají podoby vertikálního trychtýře, který může být dvanáct až několik stovek metrů široký. Vyskytují se pod spodní základnou konvekčních bouří a alespoň jednou se během své existence dotknou zemského povrchu. Průměrně urazí patnáct až pětadvacet kilometrů (Ruffner a Bair, 1977, cit. v Peterson 2000, s. 292) za svou relativně krátkou existenci několik desítek minut. Výskyt tornád je doložen na všech kontinentech vyjma Antarktidy. Nejběžnější jsou v Severní Americe, Austrálii, severní Indii a Bangladéši (Snow, 1984, Davis-Jones, 1995, cit. v Peterson 2000, s. 291). Naše území jim čelí již od pradávna. První zmínku o tornádu nalezneme v Kosmově kronice z roku 1119. Od té doby do roku 1999 máme na území ČR evidovaných 161 tornád (Dobrovolný a Brázdil 2003). Na rozdíl od tornádové „aleje“, která probíhá v Severní Americe státy Texas, Oklahoma, Kansas a Nebraska, mají u nás relativně rovnoměrnou distribuci.



Obrázek 3: Distribuce tornád v Severní Americe, tzv. Tornado Alley a na území ČR mezi lety 1500-1999

Downburst je relativně nedávno popsán meteorologický fenomén. Jde o silné nárazy větru, ke kterým dochází během konvektivních bouří. Velké množství krup se nahromadí v horní polovině bouře a v okamžiku, kdy se okolní vzduch dostatečně ochladí, se tato „kapsa“ krup utrhne a začne padat k zemi. Vzduch ochlazením těžkne, stoupá jeho pádová rychlost a po dopadu na zem, jak značí anglické *burst*, se rozprskne. Rychlost je mnohonásobně vyšší než při klasickém sestupném proudění, ke kterému dochází během bouří. Downbursts oproti tornádům mají horizontální osu proudění a dosahují většího rozpětí. Fujita (1978, 1985, cit. v Peterson 2000, s. 292) je podle jejich rozsahu dělí na *microburst*, které mají rozpětí menší než 4 km, a *macroburst*, které jsou větší než 4 km. Mohou způsobovat podobné typy škod jako tornáda (Fujitova stupnice F0 až F5 podle stupně poškození), ale odlišují se charakterem poškození. Po

dopadu *downburst* jsou stromy většinou vyvráceny nebo polámaný ve směru dopadajícího větru. Ty největší můžou zasáhnout oblast až tisíce hektarů rozlehlou, zatímco tornáda mají efekt mnohem lokalizovanější; zřídka postihují oblast velikou několik stovek hektarů (Peterson 2000).



Obrázek 4: *Microburst* a tornádo

4.2. Faktory ovlivňující rozsah poničení

Škody způsobené větrnými disturbancemi jsou ovlivněny mnoha faktory. V rámci jedné ničivé události mohou být určité oblasti více nebo naopak méně poškozeny než jiné (Peterson 2000). Je to dáno abiotickými a biotickými vlastnostmi prostředí (Evans a kol. 2007). Například charakter bouřek, fyziografie a druhové složení vegetace určují, jaké následky budou větrné bouře způsobovat.

Vysoké množství srážek přesycuje půdu vodou, která je méně odolná vůči půdnímu smyku. Kořeny uchycených rostlin mají v saturované půdě menší stabilitu, což může zvyšovat riziko vývratu větrem. Ve srovnání se suššími místy je v bažinách a mokřadech pro kořeny horší možnost ukotvení a dochází zde k častým pádům stromů (Behre 1921; Schaetzl a kol. 1989, cit. v Peterson 2000, s. 297).

Downburst obvykle zasahuje exponovaná místa, zatímco dráha tornáda je nevyzpytatelná. Některé studie navrhuji, že se tornáda méně často vyskytují na lokalitách s význačným topografickým reliéfem (Gallimore a Lettau 1970; Pryor a Kurzhal 1997, cit. v Peterson 2000, s. 297), jiná pozorování však ukazují, že mohou překonávat kopce a hory a poté následně sestupovat do údolí (Standford 1970, cit. v Peterson 2000, s. 297). Topografie může mít další

význam z hlediska rezistence vůči větrným narušením. Stromy, které rostou v oblastech s výskytem chronických disturbancí, mohou jako odpověď na stres vyvinout speciální architekturu, která je učiní více odolnými vůči větrným porывům. Porosty, které rostou na lokalitách s více než 9,5 metrovým převýšením, bývají méně zranitelné, protože variabilní topografie zpomaluje rychlost větru (Evans 2007).

Druh substrátu také ovlivňuje stabilitu stromů. Kamenité půdy omezují pevnost a počet kořenů, čímž se zvyšuje zranitelnost organismů vůči větrům (Peterson 2000). Pokud jsou stromy schopny infiltrovat své kořeny do pevného podloží, stanou se naopak odolnějšími vůči vyvrácení (Lutz 1940, cit. v Peterson 2000, s. 297).

Charakter vegetace je další faktor, který ovlivňuje úroveň poškození. Větrným silám jsou více exponovány stromy větších rozměrů. S rostoucím průměrem stromu se zvyšuje pravděpodobnost jeho poškození (Foster 1988, cit. v Rich a kol. 2007, s. 1262). Existuje vysoká korelace mezi velikostí a věkem stromu, je zřejmé, že starší jedinci budou zranitelnější (Foster 1988b, cit. v Peterson 2000, s. 297). Oproti tomu studie Riche a kol. (2007) srovnávají mortalitu s věkovou strukturou celého porostu. Ukazují, že pravděpodobnost úmrtí je znatelně větší u zralého stádia lesa oproti lesu starému. Je to dáno tím, že pionýrské dřeviny zralého lesa dosáhnou konce svého života a porost se začne přetvářet do různověkého stádia. U starého lesa již k tomuto přechodu došlo, má tedy větší poměr druhů stádia pozdní sukcese, které jsou méně náchylné na disturbance. Dalším důvodem může být, že starší porosty mají více času k tvorbě adaptací na expozici větrem. Rostou pomalu, tvoří jen úzké letokruhy a mají pevnější dřevo. Pravděpodobnost poničení je mezi druhy rozdílná. Je to dáno odlišnými vlastnostmi rostlin, jako jsou hloubka zakořenění, nadzemní struktura a pevnost dřeva (Touliatos a Roth, 1971; Foster 1988b, cit. v Peterson 2000, s. 298).

Předchozí disturbance, např. houbová nákaza, oslabují stromy a následkem toho může docházet k častějšímu lámání kmenů.

4.3. Význam vývrátů

Do maloplošných větrných disturbancí můžeme zahrnout vyvrácené stromy, tzv. vývraty, které zvyšují diverzitu půd. Vytváří mikrostanoviště, která jsou tvořena vývratovou kupou a depresí. Kupa je oproti depresi teplejší a sušší. Dlouhodobě na ní zůstává obnažená minerální půda, na které dřeviny zmlazují. V depresi jsou nepříznivé podmínky pro přirozené zmlazení dřevin. Akumuluje se tu srážková voda a hromadí se tu listový opad a organické zbytky (dochází tedy k místně omezené paludifikaci). Vývraty obvykle pokrývají 10-30 % plochy přirozeného lesa. Během 500-5000 let bývá postiženo každé místo v lese. Přirozený les je tak tvořen mozaikou půd v různém stupni vývoje a s různou disturbanční historií. Vývratová dynamika má vliv na celý ekosystém. Na Aljašce při studii boreálních lesů se zjistilo, že dynamika vývrátů je nezbytná pro zachování lesa. Perioda vývrátů je zde velmi krátká (200-400 let) a díky neustálému narušování půd dochází k uvolňování uhlíku z ekosystému. Blokuje se zvětšování tloušťky půdního horizontu, které by mohlo jinak vést až k přetvoření celého ekosystému v bažinu, tzv. paludifikaci (Šamonil 2009).

5. Nákazy hmyzem a patogeny

Hmyz a patogeny tvoří přirozenou součást lesního ekosystému. Podílejí se na obnově lesní struktury. Mohou vyvolat změny v druhovém složení, které následně způsobí změny biogeochemických cyklů v půdě.

Klima má přímý vliv na přežívání a šíření hmyzu a patogenů. Hmyz a houbové patogeny mají krátký životní cyklus, jsou málo pohyblivé, mají nízký reprodukční potenciál a jsou velmi senzitivní na teplotu. Mírné teplotní výkyvy mají zásadní vliv na distribuci a abundanci (= početnost) lesního hmyzu a patogenů. Klima způsobuje změny populačních hustot jejich predátorů (např. hmyzí parasitoidi), mutualistů (přenašeče houbových nákaz) nebo kompetitorů, čímž nepřímě ovlivňuje možnosti šíření hmyzích a patogenních nákaz. Klima může ovlivňovat i schopnosti rezistence hostitelů vůči patogennímu vniknutí (Ayres 2000).

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je z ekonomického hlediska nejvýznamnějším hmyzím škůdcem smrkových porostů (které jsou z historických i praktických důvodů nejvýznamnějším typem hospodářského lesa v České republice a ve střední Evropě vůbec). Problematika kůrovce byla intenzivně studována, a proto na dané téma existuje nepřehledné množství literatury. Na tomto místě se omezím na jedinou zmínku, která celou záležitost uvede do vztahu k řešené problematice.

Jonášová a Matějková (2007) se zabývají přírodní regenerací a vegetačními změnami horských smrčín po disturbanci, způsobené kůrovcem, lýkožroutem smrkovým. Porovnávají tři lokality v šumavských smrčínách, které se liší odlišným managementem aplikovaným po disturbanci. Jedna oblast byla ponechána bez zásahů, druhá podlehlá celoplošnému vykácení a na třetí probíhala tzv. *sanitace*. Napadené stromy byly pokáceny, zbaveny kůry a ponechány ležet na původním místě. Při tomto způsobu hospodaření nedochází k úbytku živin z ekosystému. Navíc bariéra tvořená padlými kmeny chrání semenáčky před okusem býložravců. Jejich studie dokazují, že disturbance způsobené kůrovcem jsou přirozenou součástí vývoje smrčín a podporují přirozenou regeneraci druhů smrkových porostů. Kůrovec mění les v mnohem rozmanitější a strukturovanější porost, který je méně náchylný na další disturbance. Oproti tomu lidské zásahy proti kůrovci vedou ke zničení původní lesní vegetace a k omezení procesů přírodní regenerace.

6. Význam přirozených disturbancí v procesu sekulární sukcese na příkladu holocenního vývoje středoevropské vegetace

V paleoekologických záznamech můžeme prostřednictvím pylové, makrozbytkové, uhlíkové, či dendroekologické analýzy sledovat vegetační změny v průběhu holocénu a můžeme se pokusit identifikovat příčiny těchto změn. Pokud rozdělíme příčiny těchto vegetačních změn na vzdálené a blízké (Pokorný 2011), shledáme, že různé druhy disturbancí působí jako blízká příčina vegetačních změn i v měřítku celého holocénu. Tyto disturbance mohou být antropogenní, tedy způsobené lidmi, klimatické (kolísání teplot a srážek), nebo mohou být vyvolané jinými abiotickými či biotickými faktory, jak bylo popsáno výše v této práci.

Relativně nejsnáze se v paleoekologických záznamech studují požárové disturbance. Dnes již klasickou lokalitou, kde této problematice byla věnována zvýšená pozornost, je v rámci České republiky zaniklé přirozené jezero Švarcenberk na Třeboňsku. Pomocí celé řady souběžných paleoekologických analýz (tzv. *multi-proxy* přístupu) doložil Pokorný (2002) významnou roli požárů v souvislosti s vegetačními změnami na počátku chladného období mladšího dryasu. Prudké ochlazení tehdy způsobilo odumírání borových lesů. Množství dostupné odumřelé biomasy bylo náchylné ke vznícení. Později v holocénu se v okolí bývalého jezera Švarcenberk požáry pravidelně opakovaly. Výrazně požárový disturbanční režim nevyklidil pole ani s poklesem významu borovice a se šířením smíšených listnatých lesů ve středním holocénu (Pokorný a kol. 2010). Příčinu lze spatřovat v záměrném vypalování ze strany mezolitických lovců a sběračů, ale vyloučit nelze ani přirozeně vzniklé požáry (Kuneš a kol. 2008).

Dlouhodobě působícími požárovými disturbancemi vysvětlují Novák a kol. (2012) netriviální existenci ostrova boreální tajgy zhruba v území mezi Čekou Lípou, Bělou pod Bezdězem, Stráží pod Ralskem a Doksy. V diskusi byly i v tomto případě použity paleoekologické argumenty - výsledky pylových a antrakologických analýz.

Klasickým příkladem integrace disturbanční ekologie do paleoekologického bádání je případ ústupu jilmu (tzv. *elm decline*), ke kterému na území střední Evropy náhle došlo zhruba před 5000 lety. Tato událost spadá do přechodného období mezi mezokratickou a oligokratickou fází interglaciálu (Ralska-Jasiewiczowa a kol. 2003). Mezokratická perioda je charakteristická příznivým teplým klimatem, mezotrofní skladbou dřevin a úrodnou hnědozemí. Z hlediska biostratigrafie holocénu tato fáze spadá do období atlantiku. Klima tehdy bylo teplé a vlhké (relativně vůči dnešku) a mělo příznivý vliv na rozvoj listnatých lesů. Někdy bývá toto období označováno jako lesní optimum holocénu (Pokorný 2011). Během oligokratické fáze dochází k náhlému ochlazení klimatu a zároveň vyvrcholilo vyplavování živin z půd zvýšeným množstvím srážek. Následkem těchto faktorů došlo k obměně druhové skladby mnoha porostů. Mezotrofní listnaté dřeviny byly nahrazeny druhy, které jsou více odolné vůči chladu a jsou tolerantní k nedostatku půdních živin. Zpravidla to bývají buk a všechny jehličnany. Při rozkladu jehličí dochází k uvolňování huminových kyselin, které dále urychlují acidifikační procesy a působí tak jako zesilující faktor velkoplošného trofického ochuzování krajiny (Pokorný 2011).

Toto je tedy celkový rámec období, ve kterém došlo k ústupu jilmu, ale i dalších náročných listnatých dřevin. Charakterizuje vzdálené příčiny zkoumaného jevu. Případ jilmu je ale ve většině střední a SZ Evropy charakteristický dramatickým charakterem poklesu populačních hustot. Zdali byly bezprostřední příčinou ústupu jilmu klimatické změny, lidský vliv, nebo tzv. holandská nemoc, *grafióza* jilmu, není zcela jasné. Dnes se většina paleoekologů přiklání k hypotéze, že spouštěcím faktorem, který zapříčinil pokles populačních hustot jilmu, byla právě houbová nákaza způsobená vřeckovýtrusou houbou *Ceratocystis ulmi* (Ralska-Jasiewiczowa 2003). Tuto hypotézu potvrzují nálezy subfossilních zbytků brouka *Scolytus scolytus*, který je přenašečem houbového patogena. V sedimentační vrstvě, která zachycuje pokles jilmu, byly nalezeny zbytky těla tohoto houbového přenašeče (Bunting 2007).

Studie Kozákové a kol. (2011) popisují pomocí pylových a antrakologických analýz dynamiku výskytu jedle (*Abies alba*) v průběhu holocénu. Na naše území se jedle bělokorá dostala již v období atlantiku, kolem 4000 př. n. l., ale dominantní lesní dřevinou se stala až v nadcházejícím období subboreálu, jehož konec se dle archeologické stratigrafie časově shoduje s dobou bronzovou. Šíření jedle podporovalo celkové zvlhčení klimatu a velkoplošná acidifikace (Pokorný 2011). Na nárůst zastoupení jedle měl patrně vliv i člověk. Lesní pastva, výběrová těžba a hrabání steliva, stejně jako sukcese na opuštěných polích, měly pozitivní vliv na šíření jedlových porostů. Data Kozákové a spol. (2011) vypovídají o výrazném ústupu jedle kolem 1800 n. l., který byl způsoben dosud neznámým patogenem. Oba póly historie jedle ve střední Evropě - její šíření i ústup - souvisejí bezprostředně s otázkou disturbancí na konkrétních lokalitách. Nejdříve antropogenní i přirozené disturbance urychlovaly, později měl atak patogenu za následek prudký pokles populační hustoty, ze kterého se populace dodnes plně nevzpamatovala.

Mnohé pylové diagramy dokládají, že v době asi 4000 - 3400 lety před současností došlo ve střední Evropě k poklesu významu lísky (*Corylus*). Líska má širokou toleranci teplot a dobře se adaptuje na různé typy půd, tudíž je nepravděpodobné, že by roli v ústupu lísky hrálo klima. Do tohoto období spadá šíření buku (*Fagus*) od jihozápadu a habru (*Carpinus*) od východu (tzv. Sarmatskou cestou). Z pylových diagramů vyplývá, že pokles zastoupení pylových zrn lísky byl doprovázen nárůstem pylu buku a habru. Oba druhy mají vlastnosti, které je zvýhodňují oproti

lísce. Buk je velmi kompetičně zdatný a je tolerantní vůči zastínění. Pokud v porostu jednou převládne, těžko ho vytlačí jiný druh. Habr se snadno vegetativně šíří a je rezistentní vůči okusu a jinému mechanickému poškození (Ralska-Jasiewiczowa 2003). Expanzi buku a habru můžeme chápat jako biotickou disturbanci, která do jisté míry redukovala porosty líscky, ale i dalších listnatých dřevin (zejména lípy, jasanu, jilmu a javoru). Některé doklady nasvědčují tomu, že člověk měl pozitivní vliv na šíření bukových porostů. V zápoji jiných listnatých dřevin se buk těžko prosazuje. Praveké hospodaření podle dostupných dat částečně umožnilo expanzi buku narušením struktury původních smíšených listnatých lesů (Sádlo a Pokorný 2003).

Paleoekologická zkoumání vedla k potvrzení reálné existence procesu cyklické sukcese mokřadních olšin (Pokorný 2000, Barthelmes 2010). Při této cyklické sukcesi dochází k periodickému střídání otevřených slatin (*Cyperaceae*, *Phragmites*, *Bryophyta*) s olšinami. Poté co slatina dostatečně odroste od vlivu spodní vody, uchytí se na mokřadu olše lepkavá. Olše časem slatiniště nejen přerostou a zastíní, ale způsobí i rozklad organických vrstev slatiny, které se na místě akumulovaly v předchozím otevřeném stádiu. Porost není schopen postupné věkové obměny, neboť semenáčky pro svůj růst vyžadují dostatek světla, kterého se jim v korunovém zápoji nedostává. Olše je poměrně krátkověký druh. Po sto až sto padesáti letech začne odumírat. Celá olšina tak odumře naráz a opět se vytvoří otevřené slatiniště, které se postupem času začne opět zazemňovat a po čase bude opět kolonizováno olšinami. Tuto cyklickou sukcesi můžeme chápat jako endogenní cyklickou disturbanci, která vychází z vnitřní dynamiky ekosystému a umožňuje jeho dlouhotrvající existenci.

6.1. Studium disturbancí v ranně holocenním lese - návrh designu případové studie

Před několika lety byl na slatiništi u obce Rynholec (okres Rakovník) objeven pod odtěženou vrstvou rašeliny *in situ* pohřbený prales. Podle radiokarbonového datování bylo jeho stáří odhadnuto na 10 000 let. Bylo zde identifikováno 335 borových, 1 březový a 4 smrkové kmeny a pařezy (Pokorný 2011). Charakter nálezové situace jasně poukazuje na nějakou disturbanci událost, která způsobila náhlý zánik lesa a jeho nahrazení otevřeným slatiništěm. Cílem této části bakalářské práce je navrhnout konkrétní postup, který by umožnil tuto konkrétní, 10 000 let starou disturbanci blíže charakterizovat a zasadit jí do rámce dlouhodobého vegetačního vývoje

lokality i celého regionu. Pokud bude kýženého výsledku dosaženo, může to znamenat rozšíření aplikace jisté části ekologické teorie na přirozené procesy odehrávající se na počátku holocénu.

6.1.1. Popis lokality

Rašeliniště s pohřbeným pralesem se nachází na severním okraji křivoklátských lesů poblíž obce Rynholec. Slatiniště se vytvořilo na nepropustném jílovitém podloží, které je tvořeno permokarbonskými sedimentárními horninami o různé zrnitosti, jako jsou arkózy, pískovce, prachovce a jílovce, které ovlivňují vegetaci spíše svou rozdílnou zrnitostí než rozdílným chemismem. Území leží v nadmořské výšce 467 metrů. Patří mezi suché oblasti Čech, směr větru je západní a jihovýchodní. Konček (1968) ho řadí do mírně teplé oblasti okrsku B2 (cit. v Břízová 1999, s. 27). Průměrná roční teplota naměřená na nejbližší meteorologické stanici v Lánech je 6,9°C a průměrné roční srážky 522 mm (Pokorný 2003). Ve vegetačním období vykazuje region výrazné srážkové deficity (Vesecký et al. 1960, cit. v Pokorný 2003, s. 12). Fytogeograficky řadíme území do mezofytika (vegetace temperátního pásma ve středoevropských podmínkách oceanity). Většinu území pokrývají lesní porosty polopřirozeného charakteru. Převládají dubohabřiny, ve vyšších polohách bučiny. Od jihovýchodu směrem k severozápadu přibývá jedle (E. Břízová 1999). Zřejmě podstatnější vliv než vlastnosti makroklimatu má na charakter lokální vegetace vzdušné proudění z vyšších poloh Rakovnické pahorkatiny a Džbánu. Údolí Tuchlovického potoka tak může za vhodných podmínek podléhat fenoménu mrazové kotliny, který se vyskytuje v severní části CHKO Křivoklátska i při nevýrazných výškových rozdílech terénu (Husová 1990, cit v Pokorný 2003, s. 12). Tento fenomén pak může omezovat růst mladého nárostu buku (Pokorný 2003), který je náchylný na pozdní mrazíky (Ellenberg 1988).



Obrázek 5: Pozůstatky pohřbeného pralesa u Rynholce

6.1.2. Metodika a cíle

Pomocí xylotomického a dendrochronologického rozboru se pokusím zpřesnit druhové a věkové složení stromového patra. Analýzou jednotlivých stromů sestavím letokruhovou křivku, která v ideálním případě poskytne přesné absolutní datum pro jednotlivé události (v případě, že se podaří dendrochronologické datování porovnáním s referenční letokruhovou chronologií). V každém případě by se mělo podařit relativní datování jednotlivých letokruhů v rámci lokality, což by bylo pro další postup analýzy naprosto dostatečné. Velikost ročních přírůstků zaznamenaných v letokruzích vypovídá o klimatu. Na základě tohoto faktu budu moci soudit, jaké klimatické podmínky a fluktuace tu panovaly v době existence lesa a jestli studovaná disturbance neměla klimatickou příčinu. Pomocí analýzy prostorové struktury porostu se pokusím popsat dynamické procesy, které v lese probíhaly. Rovnoměrná distribuce svědčí o kompetici, zatímco shlukovitá může být podmíněna specifitou mikrostanoviště. Jedním z hlavních cílů bude snaha vypátrat příčinu zániku lesa. Byla navržena spekulativní hypotéza, že vlivem náhlého zvlhčení klimatu došlo k lokálnímu vzestupu hladiny podzemní vody v potoční nivě, jehož následkem se les utopil v bažině a následně byl pohřben v rašelině (Pokorný 2011).

Druhá část práce bude spočívat v co nejpresnější rekonstrukci prostorového vegetačního *pattern* pomocí pylové analýzy (rostlinné makrozbytky, pro tento účel zajisté vhodnější, se bohužel na lokalitě nedochovávají, jak bylo opakovaně zjištěno). Nevýhoda této metody spočívá v nejistotě zdrojové oblasti pylu. Pylová zrna jsou lehká a skrze větrný transport mohou překonávat velké vzdálenosti. V našem případě je situace naštěstí relativně příznivá výzkumu lokálních vegetačních poměrů. Podle všech dosavadních zjištění šlo o zapojený les, který do značné míry svým zápojem vzdálený transport pylových zrn redukuje. Korunový zápoj přispívá k lokálnímu charakteru pylových spekter také z čistě statistického hlediska - vysokou vlastní pylovou produkcí, která převažuje nad regionálním spadem. Vzorky na pylovou analýzu budou odebírány v půdní vrstvě těsně pod kmeny padlých stromů. Předpokládám, že takové vzorky se budou časově shodovat se stářím padlých kmenů. Díky pylové analýze bude možné popsat druhové složení bylinného patra a jeho prostorovou variabilitu. Předpokladem pro takový postup je odfiltrování extralokálního a regionálního pylového spadu, což by se při aplikaci navržené vzorkovací strategie mělo podařit. Pokusím se vytvořit izopylovou mapu a na základě korespondence pylových dat s doloženým výskytem druhově určených uhynulých stromů se pokusím o prostorovou rekonstrukci všech vegetačních pater.

Výsledkem kombinace dendroekologické analýzy dřevinného patra a prostorově citlivých pylových analýz by měl být soubor dat, který poslouží k testování předběžných hypotéz o povaze disturbanční události. Tyto předběžné hypotézy jsou následující: (1) Klimatické zvlhčení a následné uhynutí stromů pod vlivem zvýšené půdní vlhkosti. (2) Lokální zvlhčení a uhynutí stromů bez klimatických příčin. (Například vlivem přehrazení potoka naplavením materiálu v korytě nebo činností bobrů.) (3) Atak patogenu. (4) Požárová disturbance. (5) Větrný polom.

Antropogenní disturbanci jakožto příčinu uhynutí zkoumaného lesního porostu nepředpokládám, protože v širším okolí lokality nebylo dosud archeologicky doloženo staroholocenní (mezolitické) osídlení.

Závěr

Práce shrnuje základní poznatky o disturbancích a o jejich roli v procesech vegetační dynamiky. Podrobně jsou zde vylíčeny charakteristiky hlavních disturbančních faktorů, se kterými se můžeme na našem území setkat. Tématem poslední části je krátká rešerše paleoekologických studií věnovaných disturbancím a jejich vlivu na dlouhodobé vegetační změny, které probíhaly ve střední Evropě.

Díky paleoekologickým metodám můžeme sledovat přirozené dynamické procesy v lesních ekosystémech, které ještě nebyly natolik ovlivněné člověkem (ať už přímo nebo nepřímo) jako jsou dnes. Takové studie jsou v dnešní době velmi žádoucí. Působením lidského vlivu došlo k zásadní přeměně lesa. Monokultury vysázené lidmi jsou málo strukturované a o to hůře se vyrovnávají s přirozenými narušeními. V dnešní době je snaha přiblížit lesní hospodaření přirozeným procesům, které v lesích probíhají. Mnohé studie využívají přirozené lesní disturbance jako templát pro management obnovy lesů. Paleoekologické studie rozšiřují naše poznatky o přirozené vegetační dynamice a jsou proto klíčové pro návrhy takových, přírodní procesy reflektujících lesních managementů.

Poděkování

Chtěla bych především poděkovat svému školiteli Petru Pokornému za trpělivou pomoc a podrobné komentáře ke vznikající práci. Dále také děkuji svému konzultantovi Pavlovi Šamonilovi za poskytnutí odborné literatury a všem ostatním, kteří mě jakkoliv podporovali při tvorbě této práce.

Použité zdroje

Literatura

- ANGELSTAM, P., KUULUVAINEN, T. (2004): Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures – a European perspective. *Ecological Bulletins* 51, s. 117-136.
- AYRES, M. P., LOMBARDERO, M. J. (2000): Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the Total Environment*, s. 263-286.
- BARTHELMES, A., GERLOFF, D., KLERK, P., JOOSTEN, H. (2010): Short-Term Vegetation Dynamics of *Alnus* Dominated Peatlands: a High Resolution Palaeoecological Case Study from Western Pomerania (NE Germany). *Folia Geobotanica* 45, s. 279-302.
- BŘÍZOVÁ, E. (1999): Počátky pozdněglaciální a holocénní vegetace u Rynholce. In: Kolbek, J. et al. (ed.), Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko. 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva. *Academia*, Praha, s. 27-34.
- BUNTING, J. (2007): Northern Europe. In: Elias, S.A. (ed.), Encyclopedia of Quaternary Sciences. *Elsevier*, s. 2730-2735.
- DALE, V. H., JOYCE, L. A., McNULTY, S., NEILSON, R. P., AYRES, M. P., FLANNIGAN, HANSON, P. J., IRLAND, L. C., LUGO, A. E., PETERSON, CH. J., SIMBERLOFF, D., SWANSON, J. F., STOCKS, B. J., WOTTON, B. M. (2001): Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience* 51(9), s. 723-734.
- DANIAU, A-L. (2010): Global patterns of biomass burning during the last glacial period. In: Whitlock, C., Tinner, W., Newman, L., Kiefer, T. (ed.), Fire in the Earth System: A Paleoperspective. *Pages News* 18 (2), s. 61-63.
- DOBROVOLNÝ, P., BRÁZDIL, R. (2003): Documentary evidence on strong winds related to convective storm in the Czech Republic since AD 1500. *Atmospheric Research* 67-68, s. 95-116
- ELLENBERG, H. (1988): Vegetation ecology of Central Europe. Fourth edition. *Cambridge University Press*, s. 71-76, 191-218.

EVANS, A. M., CAMP, A. E., TYRRELL, M. L., RIELY, CH. C. (2007): Biotic and abiotic influences on wind disturbance in forests of NW Pennsylvania, USA. *Forest Ecology and Management* 245, s. 44-53.

FLANNIGAN, M., CAMPBELL, I., WOTTON, M., CARCAILLET, CH., RICHARD P., BERGERON Y. (2001): Future fire in Canada's boreal forest: paleoecology results and general circulation model – regional climate model simulations. *Canadian Journal of Forest Research* 31, s. 854-864.

FRANKLIN, J. F., SPIES, T. A., PELT, R., CAREY, A. B., THORNBURGH, D. A., BERG, D. R., LINDENMAYER, D. B., HARMON, M. E., KEETON, W. S., SHAW, D. C., BIBLE, K., CHEN, J. (2002): Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155, s. 399-423.

GRIME, J. P. (1979): Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichster.

GROMTSEV A. (2002): Natural Disturbance Dynamics in the Boreal Forests of European Russia: a Review. *Silva Fennica* 36 (1): s. 41-55.

HORSÁK, M., CHYTRÝ, M. (2010): Krajina zamrzlá v čase, I. Jižní Sibiř – současná analogie střední Evropy v době ledové. *Živa* 3, s. 118-120.

HOŠEK, P., STORCH, D. (1999): Existuje konečná podoba přírodních společenstev – klimax? *Vesmír* 78 (40).

JANKOVSKÁ, V., POKORNÝ, P. (2008): Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). *Preslia* 80, s. 307–324.

JOHNSON, E. A., MIYANISHI, K. (2007): Disturbance and succession. The Process and the Responses. *Elsevier*, s. 1-14.

JONÁŠOVÁ, M., MATĚJKOVÁ, I. (2007): Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research* 37, s. 1907-1914.

- KOZÁKOVÁ, R., ŠAMONIL, P., KUNEŠ, P., NOVÁK, J., KOČÁR, P., KOČÁROVÁ, R. (2011): Contrasting local and regional Holocene histories of *Abies alba* in the Czech Republic in relation to human impact: Evidence from forestry, pollen and anthracological data. *The Holocene*, s. 1-14.
- KUNEŠ, P., POKORNÝ, P., ŠÍDA, P. (2008): Detection of the impact of early Holocene hunter-gatherers on vegetation in the Czech Republic, using multivariate of pollen data. *Vegetation history and Archeobotany* 17, s. 269-287.
- KUNEŠ, P., PELÁNKOVÁ, B., CHYTRÝ, M., JANKOVSKÁ, V., POKORNÝ, P., LIBOR, P. (2008): Interpretation of the last-glacial vegetation of eastern-central Europe using modern analogues from southern Siberia. *Journal of Biogeography* 35, s. 2223-2236.
- ŁASKA, G. (2001): The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology* 157, s. 77-99.
- LOŽEK, V. (2007): Zrcadlo minulosti. Česká a slovenská krajina v kvartéru. Dokořán, s. 49-79.
- MUSIL, I., HAMERNÍK, J. (2003): Lesnická dendrologie 1. Jehličnaté dřeviny. Přehled nahosemenných (i výtrusných) dřevin. Česká zemědělská univerzita v Praze, s. 61.
- NIEMELÄ, J. (1999): Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115, s. 127-134.
- NOVÁK, J., SÁDLO, J., SVOBODOVÁ-SVITAVSKÁ, H. (2012): Unusual vegetation stability in a lowland pine forest area (Doksy region, Czech Republic). *The Holocene*, s. 1-9.
- NÝVLTOVÁ FIŠÁKOVÁ M., POKORNÝ, P., ŠÍDA, P. (2008): Nové poznatky o přírodním prostředí českého gravettienu – bioarcheologie málo prozkoumaného úseku naší minulosti. In: Beneš, J., Pokorný, P. (ed.) (2008): Bioarcheologie v České republice. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, Archeologický ústav akademie věd České republiky, Praha, s. 115-144.
- PETERSON, CH. J. (2000): Catastrophic wind damage to North American forests and the potential impact of climate change. *The Science of the Total Environment* 262, s. 287-311.

POKORNÝ, P., KLIMEŠOVÁ, J., KLIMEŠ, L. (2000): Late Holocene history and vegetation dynamics of a floodplain alder carr: A case study from Eastern Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobotanica* 35, s. 43-58.

POKORNÝ, P. (2002): A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in the Czech Republic. *Quaternary International* 91, s. 101-122.

POKORNÝ, P. (2003): Rynholec: Nová sonda do postglaciálního vývoje vegetace na severním pomezí Křivoklátska. In: Kolbek, J. (ed.), Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko. 3. Společenstva lesů, křovin, pramenišť, balvanišť a acidofilních lemů. Academia, Praha, s. 11-18.

POKORNÝ, P., ŠÍDA, P., CHVOJKA, O., ŽÁČKOVÁ, P., KUNEŠ, P., SVĚTLÍK, I., VESELÝ, J. (2010): Paleoenvironmental research of the Schwarzenberg Lake, southern Bohemia, and exploratory excavations of this key Mesolithic archaeological area. *Památky archeologické* 101, 5-38.

POKORNÝ, P. (2011): Neklidné časy. Kapitoly ze společných dějin přírody a lidí. Dokořán, Praha.

PRACH, K., JONÁŠOVÁ, M. (2005): Kůrovec podporuje vznik nového lesa. Lidové noviny, s. 9

RALSKA-JASIEWICZOVA, M., NALEPKA, D., Goslar T. (2003): Some problems of forest transformation at the transition to the oligocratic/*Homo sapiens* phase of the Holocene interglacial in northern lowlands of central Europe. *Veget. Hist. Archeobot.* 12, s. 233-247.

RICH, R. L., FRELICH, L. E., REICH, P. B. (2007): Wind-throw mortality in the southern boreal forest: effects of species, diameter and stand age. *Journal of Ecology* 95, s. 1261-1273.

RYAN, K. C. (2002): Dynamic Interactions between Forest Structure and Fire Behavior in Boreal Ecosystems. *Silva Fennica* 36 (1): s. 13-39.

SÁDLO, J. (1994): Život na spáleništi: antrakofyty a pyrofyty. *Vesmír* 73 (556).

SÁDLO, J., POKORNÝ, P. (2003): Vegetace Křivoklátska ve světle historicko-ekologických dat. In: Kolbek, J. (ed.), Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace

Křivoklátsko. 3. Společenstva lesů, křovin, pramenišť, balvanišť a acidofilních lemů. Academia, Praha, s. 327-333.

ŠAMONIL, P. (2009): Reálný vývoj pralesa a badatelův domeček z karet. *Veronica* 23(4), s. 6-9.

ŠAMONIL, P. (2009): Orané pralesy. *Veronica* 23 (4), s. 6-7

VAN DER MAAREL, E. (1996): Vegetation dynamics and dynamic vegetation science. *Acta Bot. Neerl.* 45(4), s. 421-442.

VERA, F.W.M. (2000): Grazing Ecology and Forest History. CABI Publishing, Oxfordshire.

WEBER, M. G., FLANNIGAN, M. D. (1997): Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. *Environ. Rev.* 5, s. 145-166.

WHITE, P. S., PICKETT, S. T. A. (1985): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, s. 3-13

WHITE, P. S., JENTSCH, A. (2001): The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. *Progress in Botany* 62, s. 399-450.

WHITLOCK, C., TINNER, W. (2010): Editorial: Fire in the Earth System. In: Whitlock, C., Tinner, W., Newman, L., Kiefer, T. (ed), Fire in the Earth System: A Paleoperspective. *Pages News* 18 (2), s. 55-57.

Internetové zdroje

web 1: http://en.wikipedia.org/wiki/Global_climate_model

web 2: http://www.jirifranc.estranky.cz/.../abioticka_poskozeni_lesa_vyklad_otazk...

web 3: SOOS, A. (2010): Fire and Smoke Can Be Good and Bad.

http://www.enn.com/top_stories/article/40960

web 4: http://fld.czu.cz/vyzkum/Nauka_o_lp/sukcese/sukcese.html

web 5: <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>